Bull. Soc. Ecophysiol., 11, 1, 1986, p. 1-22.

VARIABILITE DE LA REPONSE PHOTOSYNTHETIQUE AUX FACTEURS DU MILIEU.

par

Bernard SAUGIER

Université de Paris-Sud
Laboratoire d'Ecologie Végétale
Bâtiment 362
91405 ORSAY Cédex.

SUMMARY

Numerous cases of morphological plant ecotypes have been described since the pioneer work of TURESSON (1922 a and b) but there are few examples of physiological ecotypes, especially regarding photosynthesis. After a brief description of the differences between C_3 and C_4 species, this paper analyzes the components of the photosynthetic response to light, CO_2, temperature and water deficit : the immediate response to a change in one factor, its adjustement to growth conditions, and when possible the genetic variability in the photosynthetic response. It is largely inspired by the book of OSMOND et al. (1980).

As a rule, when plants are submitted to strong variations of the climatic factors in their natural environment, they exhibit a great plasticity in their physiological response. By contrast, plants growing in protected environments have lost the capacity to adjust to other conditions. It is also in contrasted environments that one finds populations with a large spectrum of photosynthetic variability. Remarkable progress has been made in the analysis of the response to light and to high temperatures, combining ecophysiological studies of plants in their natural environment and detailed analyses of the photosynthetic reactions.

1. - INTRODUCTION

Il existe une grande variabilité dans la forme des plantes à l'intérieur d'une même espèce. Elle a intrigué depuis longtemps les taxonomistes dont elle complique le travail : les modifications de formes constatées selon le milieu où pousse la plante sont-elles seulement induites par les différences du milieu, et donc réversibles, ou bien ont-elles un support héréditaire ?

TURESSON a cherché à répondre à cette question pour *Atriplex littoralis*, une plante commune le long des côtes suédoises où elle occupe la portion inférieure des plages sableuses. Dans les endroits abrités des côtes séparant la Suède du Danemark on la rencontre, sous forme haute, à port érigé et robuste. Plus au nord, dans les endroits exposés au vent le long de la côte de la mer du Nord, les plantes sont basses et à port étalé

Fig. 1 - Ecotypes prostré et érigé d'*Atriplex littoralis* provenant d'un endroit exposé et d'un habitat protégé des côtes de Suède. Les deux écotypes ont poussé dans un jardin à Malmö (d'après TURRESSON, 1922 b).

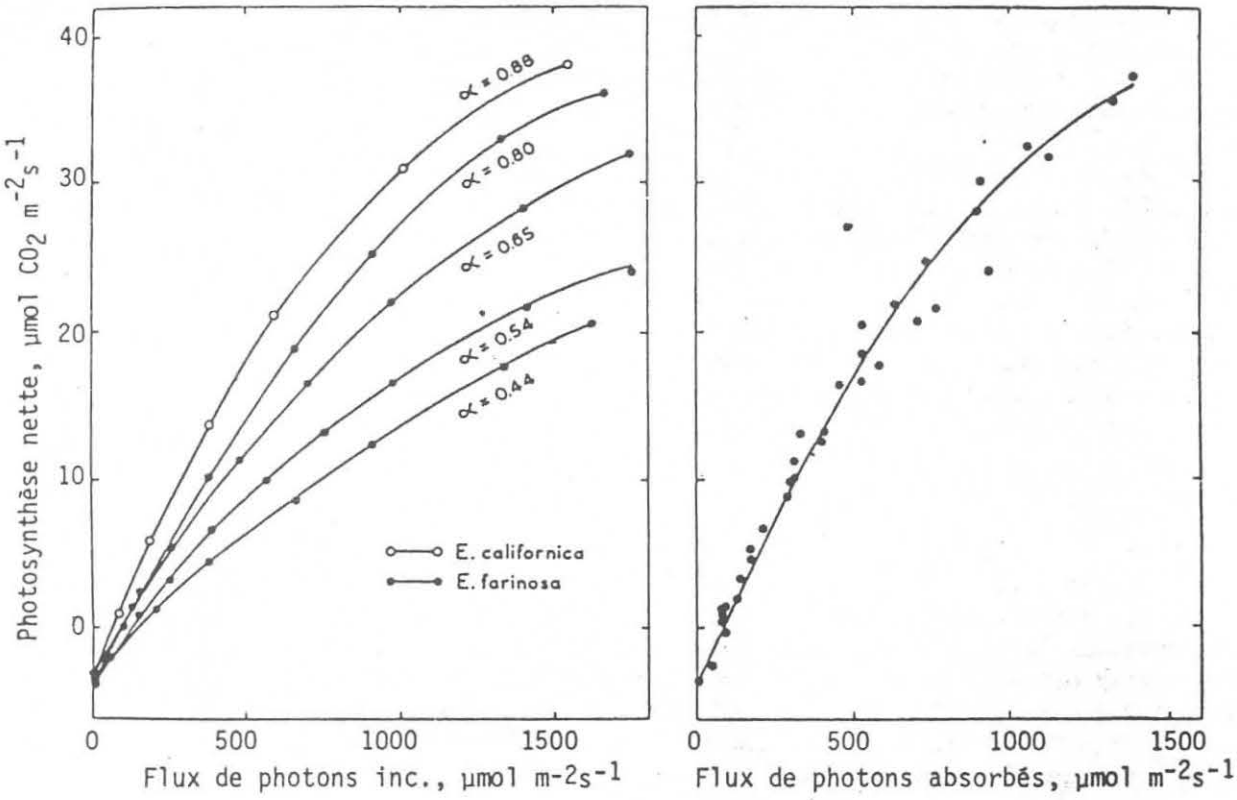

Fig. 2 - Réponse de la photosynthèse à l'éclairement de feuilles d'*Encelia californica* (glabres) et de feuilles d'*E. farinosa* d'absorptances α variées A gauche : réponse à l'éclairement incident; à droite : réponse à l'éclairement absorbé par la feuille (d'après EHLERINGER, 1977).

horizontalement (Fig. 1). TURESSON (1922a et b) a prélevé des graines et des plantes des deux types morphologiques et les a cultivées pendant plusieurs générations en un même lieu, dans un jardin de Malmö, en prenant soin d'éviter les pollinisations croisées entre les deux types. Les résultats ont été clairs : malgré des variations notables dans une même population, les individus provenant des endroits exposés au vent restent exclusivement de type prostré et fleurissent plus tôt, alors que ceux provenant des milieux protégés sont principalement de forme érigée. TURESSON a donc prouvé l'existence de différences héréditaires chez ces formes de plantes; il leur a donné le nom d'écotypes.

La différenciation écotypique permet à une espèce de pousser dans une gamme variée d'habitats. De nombreux exemples d'écotypes ont été rapportés dans des gradients d'altitude, de latitude, de précipitations, de types de sol, de carence minérale, de toxicité par des métaux. Toutefois la signification adaptative des écotypes morphologiques est rarement démontrée. Dans le cas des *Atriplex littoralis*, le port prostré confère un avantage adaptatif sur le port érigé dans un milieu frais et venté parce qu'il permet de maintenir des températures foliaires plus élevées et par suite un développement plus rapide.

Un autre exemple démonstratif est lié à la pubescence des feuilles qui permet d'augmenter leur coefficient de réflexion et de diminuer le rayonnement solaire absorbé et la température foliaire (EHLERINGER, 1977). Ce caractère est intéressant dans les milieux chauds et secs. Ainsi il existe en Californie deux espèces très voisines et interfertiles (les généticiens en feraient une seule espèce). *Encelia californica* est glabre et se rencontre dans les zones côtières du sud de la Californie; *Encelia farinosa*, comme son nom l'indique, est couverte de poils et localisée dans les déserts abrités de l'influence marine. Les habitats des deux espèces sont en gros bien séparés, mais on observe des hybridations dans les zones de contact en bordure de leur aire. *E. california* reste toujours glabre et ses feuilles absorbant en moyenne 83 % de la lumière solaire incidente (400-700 nm). Chez *E. farinosa* la pubescence augmente de l'hiver à l'été avec des valeurs d'absorptance diminuant de 72 % en décembre à 50 % en juillet. Dans les cas extrêmes (désert de la vallée de la mort) les feuilles deviennent presque blanches absorbant seulement 29 % de lumière. Le degré de pubescence est contrôlé par l'état hydrique de la plante au moment de l'initiation foliaire, comme l'ont montré des expérimentations en conditions contrôlées. *Encelia californica* n'a pas la capacité de faire des feuilles pubescentes, quel que soit le milieu extérieur. L'avantage adaptatif des poils semble ici évident : éviter des températures foliaires trop élevées lorsque la feuille souffre de déficit hydrique et réduit sa transpiration par fermeture stomatique. Le prix à payer pour cette adaptation est une réduction de la photosynthèse entraînée par la diminution de la lumière absorbée par la feuille (Fig. 2).

On a mis en évidence de nombreux cas d'écotypes, notamment le long de gradients d'altitude. Lorsque les habitats de ces écotypes diffèrent par de nombreux facteurs, il est très difficile de trouver les mécanismes physiologiques responsables. C'est plus facile lorsqu'un seul facteur présente de grandes variations, les autres restant plus ou moins constants. Pour comprendre les mécanismes de l'adaptation photosynthétique aux facteurs du milieu, nous allons rappeler les grandes lignes des carboxylations photosynthétiques. Nous discuterons ensuite la réponse de la photosynthèse au rayonnement, au CO_2, à la température et au déficit hydrique en distinguant chaque fois l'allure générale de cette réponse, sa variation en fonction des conditions de croissance de la plante

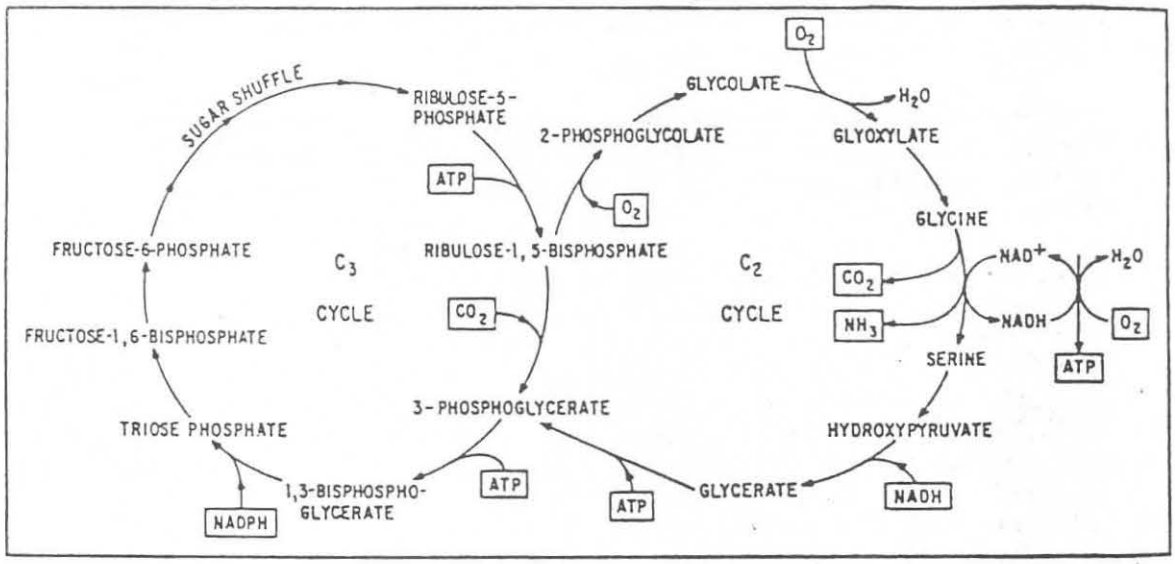

Fig. 3 - Cycle de réduction du carbone (en C_3) et cycle photorespiratoire (en C_2), d'après LORIMER (1981).

(acclimatation), puis les différences observées entre écotypes (adaptation). Une grande partie de cette revue est inspirée du très intéressant ouvrage d'OSMOND et al. (1980).

2. - TYPES DE CARBOXYLATION PHOTOSYNTHETIQUES (C_3, C_4, CAM).

Les photons lumineux (400-700 nm) sont utilisés pour couper la molécule d'eau et libérer des électrons à énergie élevée qui réduisent le NADP en NADPH2 et permettent la synthèse d'ATP. L'énergie du $NADPH_2$ et de l'ATP, et le pouvoir réducteur du $NADPH_2$ sont ensuite utilisés pour réduire le carbone du CO_2 et l'incorporer dans des glucides. La phase photochimique de la photosynthèse est commune à toutes les plantes vertes, ainsi que le cycle de réduction du carbone pour la synthèse des glucides. Mais le mécanisme primaire de fixation du CO_2 varie selon les types de plantes.

On distingue : - les plantes en C_3 dont le premier produit de fixation du CO_2 est une molécule à 3 atomes de carbone, l'acide phosphoglycérique.

- les plantes en C_4 dont le premier produit de fixation du CO_2 est une molécule à 4 atomes de carbone, l'acide oxaloacétique.

- les plantes CAM (Crassulacean Acid Metabolism) qui sont des plantes succulentes de diverses familles dont les Crassulacées, les Cactacées, les Euphorbiacées. Elles fixent le CO_2 la nuit et l'accumulent sous forme d'acides organiques : le jour ces acides sont décarboxylés (à stomates fermés) et le CO_2 libéré est fixé par la voie photosynthétique habituelle des C_3.

Le cycle de réduction du carbone est commun à toutes les plantes vertes : c'est la seule voie capable de réduire le CO_2 en glucide en régénérant l'accepteur de CO_2. Le CO_2 est fixée sur le RubP (Ribulose bis Phosphate) grâce à une enzyme fondamentale des photoautotrophes, la Rubisco (RubP carboxylase-oxygénase), pour donner deux molécules d'Acide PhosphoGlycolique (APG)

$$RubP + CO_2 \longrightarrow 2APG \qquad (1)$$

Le RubP peut aussi réagir avec l'oxygène dans une réaction également catalysée par la Rubisco

$$RubP + O_2 \longrightarrow APG + P\text{-glycolate} \qquad (2)$$

Le phosphoglycolate entre dans un cycle dit en C_2 ou de photorespiration, au cours duquel 3 molécules d'oxygène sont consommées et une molécule de CO_2 est libérée (Fig. 3). Il en résulte une perte nette de carbone.

La fraction du RubP entrant dans le cycle photorespiratoire est directement fonction du rapport CO_2/O_2 des teneurs en CO_2 et en oxygène au contact du RubP. Dans les conditions naturelles, la teneur en oxygène reste voisine de 21 %. La teneur interne de l'air de la feuille en CO_2 est de l'ordre de 200 à 250 ppm en volume chez les C_3, contre 345 ppm dans l'air externe, à cause de la résistance opposée par l'épiderme à la pénétration du CO_2. Il en résulte une perte de carbone photorespiratoire représentant près d'un tiers de la fixation photosynthétique.

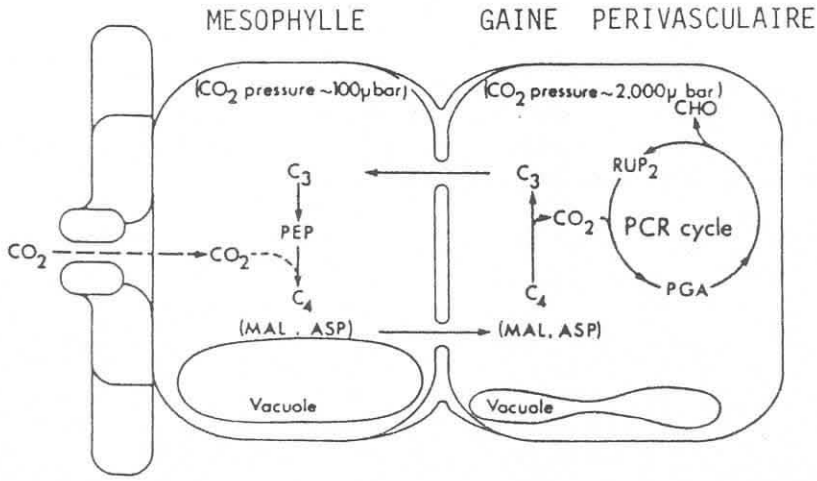

Fig. 4 - Schéma de la fixation du CO_2 chez les plantes en C_4. (1 µbar ≃ 1 ppm)

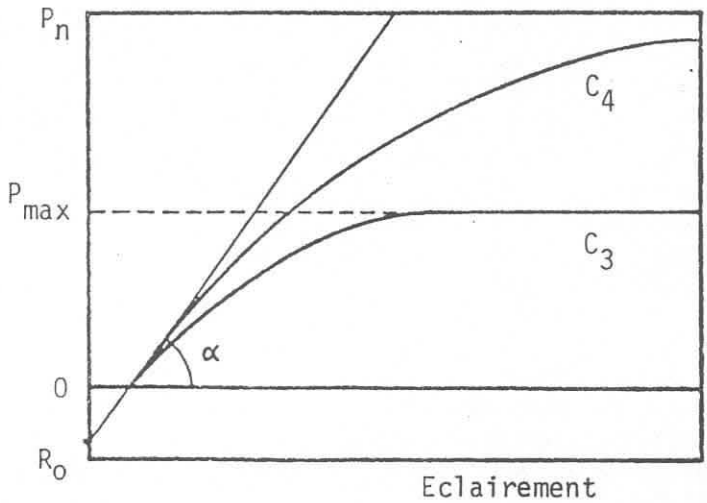

Fig. 5 - Réponses types de la photosynthèse à l'éclairement incident.

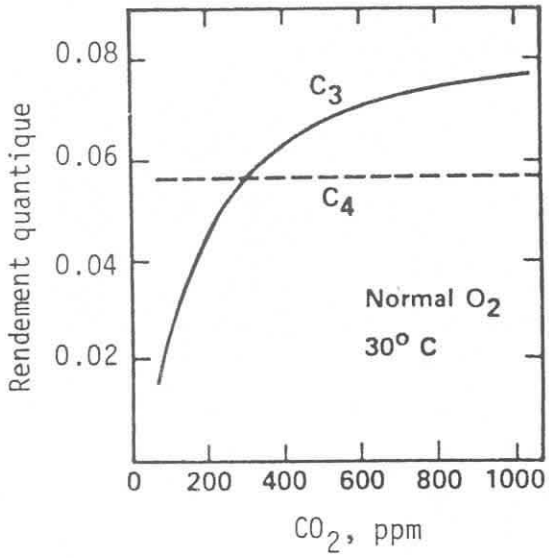

Fig. 6 - Rendement quantique de plantes en C_3 et C_4 en fonction de la teneur en CO_2 (d'après OSMOND et al., 1980).

Chez les C_4, il y a deux types de carboxylation. La première se produit dans le cytoplasme des cellules du mésophylle : il y a fixation du CO_2 sur le PEP (Phospho-Enol-Pyruvate) grâce à la PEP carboxylase, une enzyme à forte affinité pour le CO_2. Le composé formé, un acide organique en C_4, migre vers les chloroplastes des cellules de la gaine. Là il est décarboxylé, et le CO_2 libéré est fixé sur le RubP et rentre dans le cycle photosynthétique habituel du pentose-phosphate (Fig. 4). Cette double carboxylation est coûteuse en énergie, car la régénération du PEP nécessite 2 ATP, mais elle a le gros avantage de supprimer pratiquement la photorespiration en enrichissant le RubP en CO_2 : La teneur, de l'ordre de 200 ppm chez les C_3, passe à 2000 ppm chez les C_4 ce qui favorise la réaction de carboxylation par rapport à celle d'oxygénation.

Chez les plantes C.A.M., le CO_2 est fixé la nuit sur le PEP comme chez les C_4, pour former de l'acide malique qui s'accumule dans les vacuoles. Le jour, le rayonnement solaire permet le fonctionnement du cycle photosynthétique de réduction du carbone à partir du CO_2 libéré par le malate; le PEP est régénéré grâce à l'ATP fourni par les photosystèmes. En pratique il existe plusieurs variantes de ce métabolisme. De plus, certaines plantes dites CAM obligatoires, se conforment toujours à ce schéma, mais d'autres peuvent utiliser la voie C_3 normale lorsque les conditions hydriques sont favorables à l'ouverture des stomates pendant la journée.

Ces généralités sur les divers types métaboliques vont nous permettre d'interpréter les réponses photosynthétiques aux facteurs du milieu ainsi que leurs variations.

3. - REPONSE PHOTOSYNTHETIQUE A L'ECLAIREMENT.

3. 1. Caractéristiques générales

La figure 5 présente les réponses habituellement observées chez les plantes C_3 et C_4 habituées aux éclairements élevés. Depuis Mc CREE (1972) on exprime les mesures d'éclairement pour la photosynthèse en moles de photons reçus par la feuille dans l'intervalle 400-700 nm par unité de surface et par unité de temps, ou μmol $m^{-2}s^{-1}$; l'éclairement en plein soleil à midi en été est d'environ 2000 μmol $m^{-2}s^{-1}$. Les mesures d'assimilation de CO_2 sont aussi exprimées en μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$, et la pente à l'origine des courbes de la fig. 5 représente le rendement quantique apparent de la photosynthèse, égal au produit du rendement quantique réel par le coefficient d'absorption de la feuille (de l'ordre de 0,85 en général).

Le rendement réel des plantes en C_4 est au maximum de 0,07 mole CO_2/mole photon, celui des C_3 est théoriquement supérieur (0,10) mais la photorespiration diminue cette valeur, qui dépend de la teneur en CO_2 (Fig. 6). En pratique, comme tous les photons visibles n'ont pas la même efficacité photosynthétique (Mc CREE, 1972) et que certains peuvent être absorbés de façon inactive, on trouve en général des valeurs de rendement quantique apparent de l'ordre de 0,05 mole CO_2/mole photon, aussi bien chez les C_3 à teneur en CO_2 normale que chez les C_4. Ce rendement varie peu d'une espèce à l'autre ou selon les conditions de culture sauf chez les espèces présentant une forte absorption inactive pour la photosynthèse.

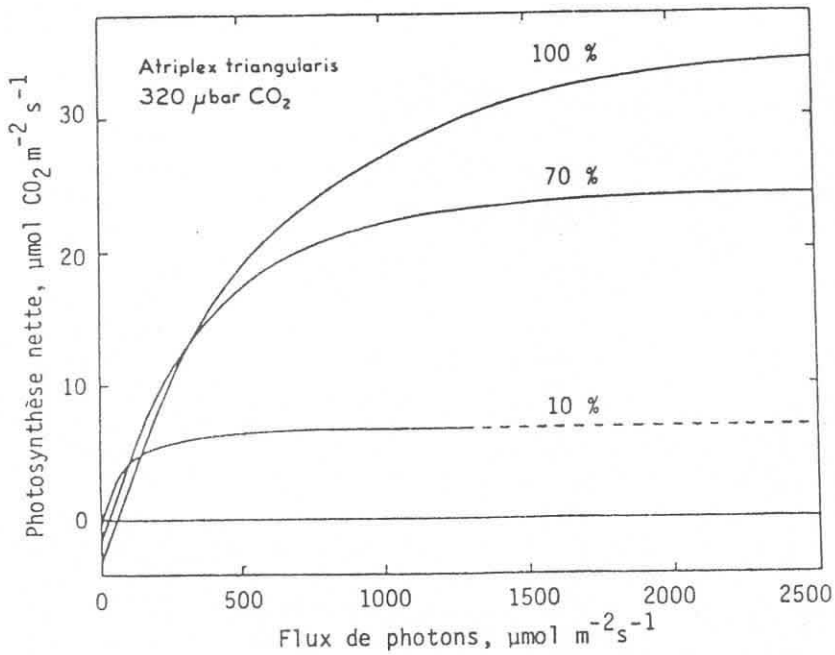

Fig. 7 - Réponses photosynthétiques à l'éclairement de feuilles d'*Atriplex triangularis* ayant poussé sous 3 régimes lumineux (10 %, 70 % et 100 % de l'éclairement naturel).

Tableau I - Paramètres liés à la photosynthèse de feuilles d'*Atriplex littoralis* ayant poussé sous trois régimes d'éclairement (100 %, 70 % et 10 % de l'éclairement naturel).
v.r. = valeurs relatives à la valeur à 10 % (d'après BJORKMAN in OSMOND et al., 1980).

Eclairement de croissance	100 %	70 %	10 %	Unités
P max	33,3	24	6,9	µmol $m^{-2}s^{-1}$
	4,9	3,5	1	v.r.
R_o	3,84	2,32	0,86	µmol $m^{-2}s^{-1}$
	4,5	2,7	1	v.r.
Masse/surface	44,5	35,4	17,7	g m^{-2}
	2,5	2,0	1	v.r.
Protéines solubles	7,03	6,08	2,93	g m^{-2}
	2,4	2,1	1	v.r.
Activ. Rubisco	4,2	3,1	1	v.r.
Capac. transp. Ps I	2,9	2	1	v.r.
Ps II	3,8	2,3	1	v.r.
Chl a + b	1,2	1,2	1	v.r.
Absorptance foliaire	0,83	0,83	0,8	µmol $m^{-2}s^{-1}$
	1,04	1,04	1	v.r.

Les courbes photosynthèse/éclairement de la figure 5 présentent à éclairement élevé un maximum en général bien marqué chez les C_3 et moins net chez les C_4. Cette photosynthèse maximale (Pmax) est très variable selon les espèces (de 3 à 60 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) et les conditions de culture. Elle traduit les limitations de la photosynthèse par les facteurs autres que l'éclairement : teneur en CO_2 chez les C_3, régénération du RubP qui dépend des activités enzymatiques et notamment de celle de la Rubisco.

L'ordonnée à l'origine des courbes photosynthèse/éclairement de la figure 5 représente le dégagement de CO_2 en absence de lumière, ou respiration à l'obscurité R_o. R_o correspond aux dépenses d'énergie que la feuille consacre à l'entretien de ses structures métaboliques (principalement l'appareil photosynthétique) et à l'exportation de saccharose. Ce terme est en général proportionnel à Pmax dont il représente de l'ordre de 10 % à température normale.

3. 2. Acclimatation à l'éclairement de croissance

La figure 7 montre la modification de la réponse photosynthèse/éclairement selon l'éclairement reçu pendant la croissance. Le rendement quantique n'est pas modifié, mais la photosynthèse maximale et la respiration à l'obscurité augmentent avec l'éclairement de croissance.

Le tableau I précise les paramètres affectés par l'éclairement de croissance : les feuilles poussant en forte lumière sont plus épaisses, d'où une masse plus importante par unité de surface et davantage de protéines solubles; l'activité de l'enzyme de carboxylation (Rubisco) est particulièrement stimulée, et à un degré un peu moindre, la capacité de transport d'électrons des photosystèmes. Par contre, l'absorptance foliaire et la teneur en chlorophylles varient peu avec l'éclairement de croissance.

Des observations au microscope électronique montrent que l'on obtient à fort éclairement des chloroplastes plus petits mais plus nombreux, avec une augmentation relative du volume du stroma (partie du chloroplaste qui contient la Rubisco) et une diminution des thylakoïdes (membranes contenant les photosystèmes). Ceci est cohérent avec le fait qu'à fort éclairement ce sont les réactions de carboxylation qui sont limitantes et pas les réactions photochimiques.

PRIOUL et BOURDU (1973) ont montré chez *Lolium multiflorum* que la photosynthèse maximale de la feuille était une fonction linéaire de l'éclairement reçu pendant la croissance.

3. 3. Ecotypes d'ombre et de lumière

La plupart des plantes supérieures poussent mieux en pleine lumière que sous ombrage, comme *Atriplex triangularis* dont nous venons d'étudier la réponse. La capacité à s'acclimater à de faibles éclairements est très variable selon les espèces : ainsi dans la réserve de la Tillaie en forêt de Fontainebleau, les jeunes plants de chêne dépérissent et meurent sous un couvert forestier dense, alors que ceux de hêtre peuvent végéter des années jusqu'à ce qu'une clairière ouverte par la mort d'un arbre leur permette une croissance normale (LEMEE, comm. pers.). Quant aux espèces ne poussant que sous ombrage, leur photosynthèse et leur croissance est en général

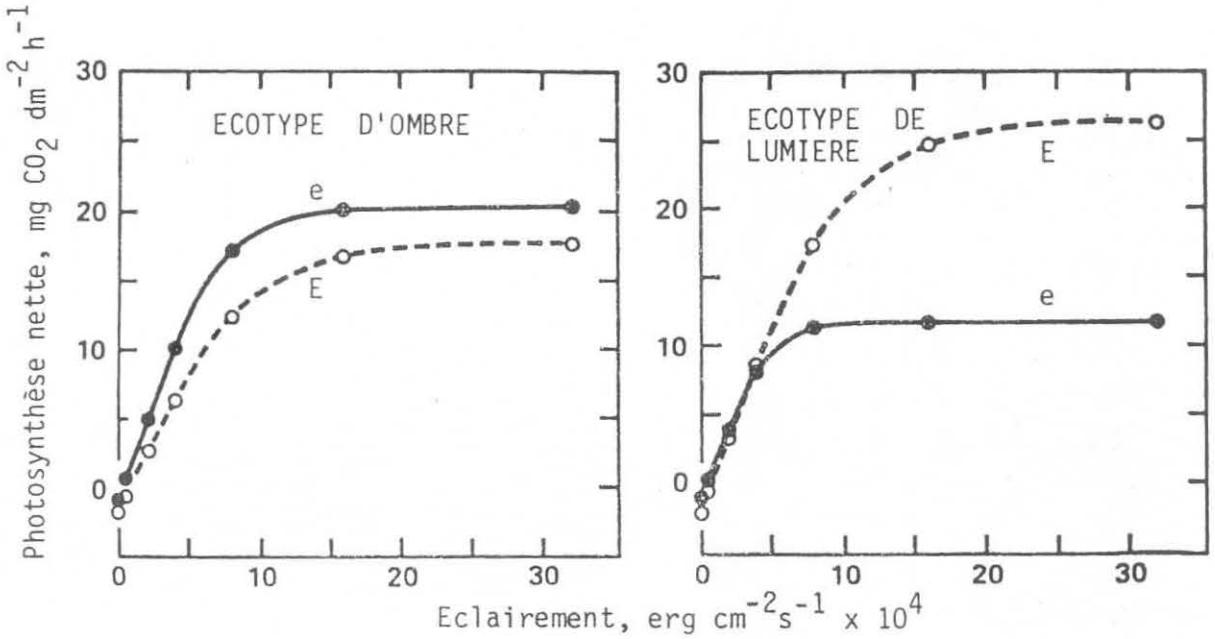

Fig. 8 - Réponses photosynthétiques à l'éclairement d'écotypes d'ombre et de lumière de *Solidago virgaurea*. Chaque écotype a été cultivé sous deux régimes d'éclairement, fort (E) et faible (e),(d'après BJÖRKMAN et HOLMGREN, 1963).

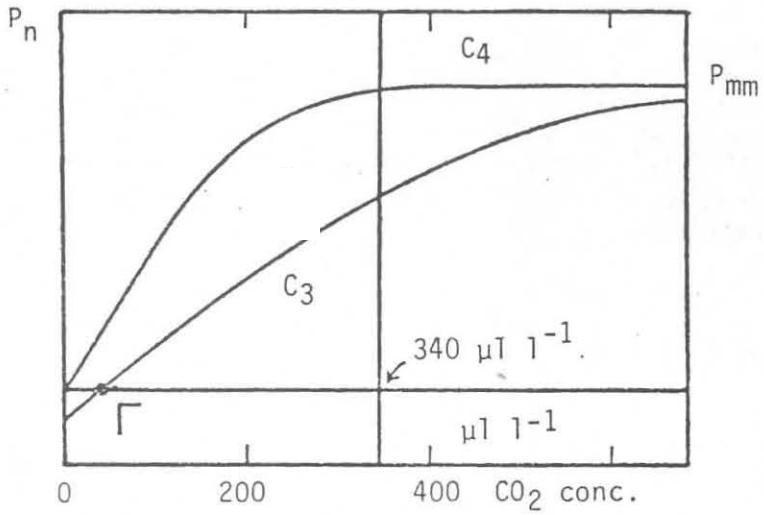

Fig. 9 - Réponses types de la photosynthèse à la teneur en CO_2 de l'air. (Eclairement élevé, température optimale).

inhibée par les fortes lumières. Certaines ont des mécanismes leur permettant de placer leurs feuilles parallèlement aux rayons du soleil pour éviter les éclairements trop élevés (cas d'*Oxalis oregana*, BJÖRKMAN et POWLES, 1981, et d'*Oxalis acetosella*).

Qu'en est-il des espèces que l'on rencontre aussi bien en pleine lumière que sous forêt ? BJÖRKMAN et HOLMGREN (1963) ont étudié la réponse photosynthétique à l'éclairement de plantes d'ombre et de lumière de *Solidago virgaurea* cultivées à deux niveaux d'éclairement. Le résultat (Fig. 8) est clair :

1 - les deux plantes se comportent différemment et peuvent donc être qualifiées d'écotypes.

2 - l'écotype de lumière a la capacité de modifier sa réponse lorsqu'il est placé sous faible éclairement.

3 - l'écotype d'ombre a perdu la capacité de s'acclimater aux forts éclairements.

Quel est alors l'avantage adaptatif de l'écotype d'ombre dans son milieu ? Il présente une plus forte photosynthèse à éclairement intermédiaire et surpasserait donc l'écotype de lumière en sous-bois où alternent des éclairements faibles et intermédiaires (taches de soleil). Apparemment le prix à payer pour cet avantage est une absence d'acclimatation aux forts éclairements.

4. - REPONSE PHOTOSYNTHETIQUE AU CO_2.

4. 1. Caractéristiques générales

La figure 9 indique les réponse photosynthétiques au CO_2 des plantes C_3 et C_4 à fort éclairement et température optimale. La pente à l'origine de la courbe est plus forte chez les C_4, ce qui correspond à une meilleure capacité de carboxylation chez ces plantes. D'autre part, le point de compensation pour le CO_2 (teneur pour laquelle la photosynthèse équilibre la respiration) est faible chez les C_4 (0-10 ppm en volume), contre 40 à 70 ppm chez les C_3. Ceci est dû à la quasi-absence de photorespiration chez les C4 à cause du mécanisme de concentration en CO_2 au niveau du RubP.

Enfin les deux courbes convergent vers un même plateau à fort CO_2 : Pmm représentant le maximum des maxima à éclairement élevé. Cette convergence est fortuite et Pmm varie beaucoup (comme Pmax) selon les espèces.

La teneur en CO_2 de l'atmosphère est d'environ 345 ppm en 1986. Elle était de l'ordre de 280 ppm en 1800 et augmente d'environ 1,5 ppm par an. On voit sur la figure 9 les conséquences probables de cette augmentation sur la photosynthèse : peu de changement pour les plantes C_4, et une augmentation nette pour les plantes C_3, en l'absence de phénomènes d'acclimatation. Les mesures effectuées aux Etats-Unis sur les principales cultures en C_3 (blé, riz, orge) indiquent une augmentation de rendement de 30 à 40 % en présence d'une teneur double de la teneur actuelle.

Qu'en est-il de la végétation spontanée ? Verra-t-on une augmentation générale de la production primaire ou d'autres facteurs limitants se

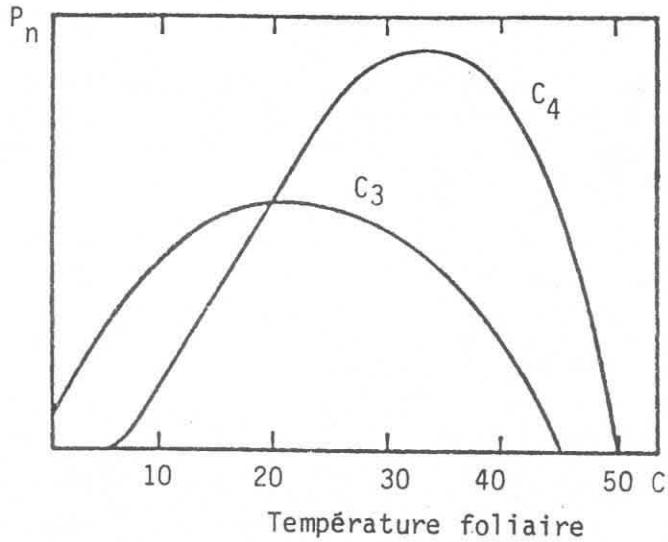

Fig. 10 - Réponses types de la photosynthèse à la température. (Eclairement élevé, 340 ppm de CO_2).

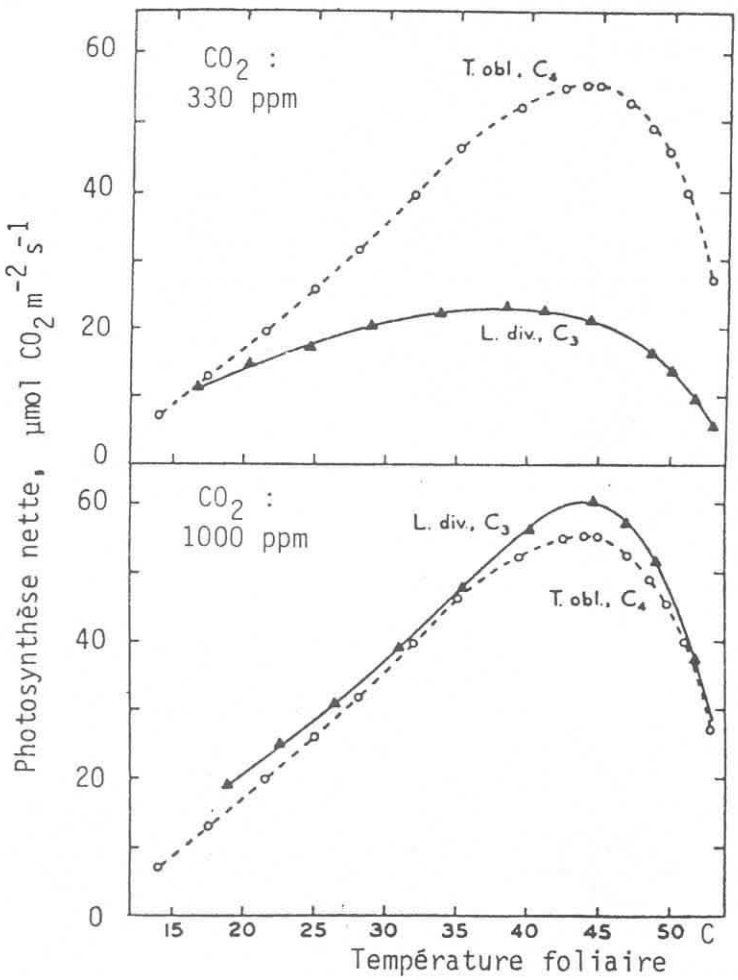

Fig. 11 - Réponses photosynthétiques à la température de deux plantes de désert (*Tidestromia oblongifolia*, C_4, et *Larrea divaricata*, C_3) à deux teneurs en CO_2 (d'après OSMOND et al., 1980).

feront-ils sentir ? Verra-t-on se développer certaines espèces tirant mieux parti des concentrations élevées en CO_2 ? Les résultats sont trop fragmentaires pour autoriser des conclusions à l'heure actuelle. Le seul problème qui ait été abordé est celui de l'acclimatation au CO_2 : y a-t-il une modification de la réponse photosynthétique au CO_2 chez les plantes ayant poussé sous atmosphère enrichie en CO_2 ?

4. 2. Acclimatation à la teneur en CO_2

Les premiers résultats ont montré que la croissance en air enrichi en CO_2 provoquait une diminution de la photosynthèse mesurée à une même concentration (NEALES et NICHOLLS, 1978).

D'autres mesures, aussi sur le blé (DU CLOUX, 1984), n'ont pas mis en évidence cette baisse de photosynthèse.

LUDWIG et al. (1975) ont étudié la réponse de la tomate à l'enrichissement en CO_2 et observé une accélération de la sénescence des feuilles. Tout se passe comme s'il y avait une limite à la quantité de glucides que pouvait fabriquer une feuille au cours de sa vie. Une stimulation de la photosynthèse par enrichissement en CO_2 entraîne une diminution de la durée de vie de la feuille. Selon LUDWIG (comm. pers.), les effets dépressifs de l'enrichissement en CO_2 observés dans certaines expériences proviennent de cette sénescence accélérée à laquelle les auteurs n'ont pas toujours pris garde.

5. - REPONSE PHOTOSYNTHETIQUE A LA TEMPERATURE.

5. 1. Caractéristiques générales

La photosynthèse présente une réponse à la température en forme de cloche dissymétrique (Fig. 10). Aux basses températures les activités enzymatiques limitent la photosynthèse. On observe une augmentation rapide avec la température jusqu'à un maximum, assez marqué chez les C_4, plus large chez les C_3. Aux fortes températures il y a une baisse brutale de photosynthèse provoquée semble-t-il par une déstabilisation de la structure des membranes chloroplastiques.

La température optimale pour la photosynthèse est de 15 à 25°C chez les C_3 à 340 ppm de CO_2, et de 30 à 45°C chez les C_4. Cette différence n'est cependant pas intrinsèque : elle provient du fait qu'à 340 ppm, la photosynthèse des C_3 est limitée par la teneur en CO_2 ce qui entraîne un plateau assez large dans la réponse à la température. Ceci se voit bien sur la figure 11, qui représente la réponse photosynthétique à la température de deux plantes de désert, l'une C_3, l'autre C_4, à deux teneurs en CO_2, normale (en haut) et 3x normale (en bas). L'enrichissement en CO_2 ne modifie pas la réponse de la plante en C_4, mais transforme le large plateau de la plante en C_3 à 330 ppm en un optimum bien marqué très semblable à celui de la plante en C_4.

Ces réponses photosynthétiques à la température dépendent bien sûr de l'espèce : les espèces poussant dans des endroits chauds ont des températures optimales plus élevées que celles poussant dans des endroits frais, aussi bien chez les C_4 (PEARCY et EHLERINGER, 1984) que chez les C_3.

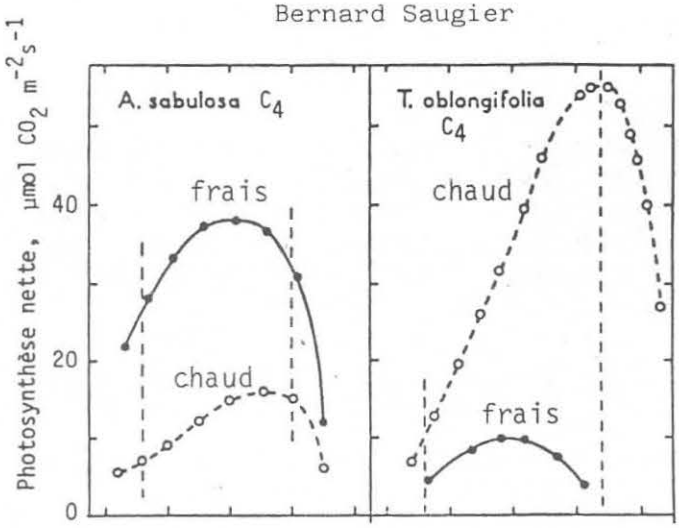

Fig. 12 - Réponses photosynthétiques à la température de plantes cultivées en serre sous climat chaud (40 à 45°C) ou frais (16 à 23°C). *Atriplex sabulosa* pousse sur la côte Pacifique, *Tidestromia oblongifolia* dansle désert de la vallée de la mort. (d'après OSMOND et al., 1980).

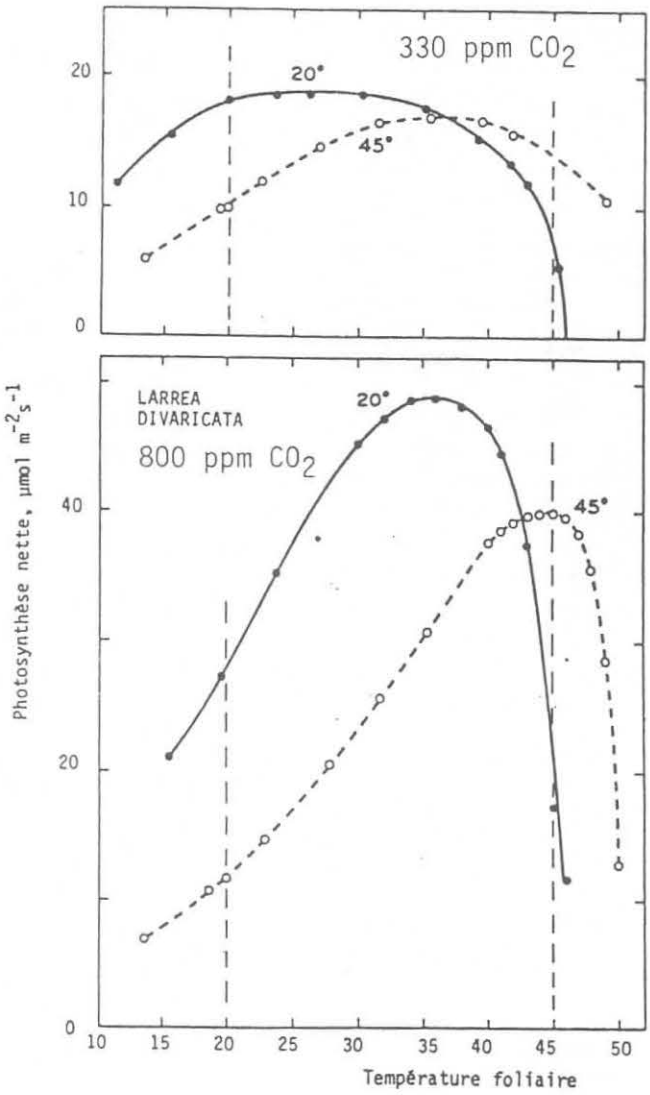

Fig. 13 - Variations de la réponse photosynthétique à la température de *Larrea divaricata*, à deux températures de croissance et deux teneurs en CO_2.

La réponse varie aussi chez une même plante selon la température de croissance.

5. 2. Acclimatation à la température de croissance

L'équipe américaine de Stanford, Californie (BJÖRKMAN, BERRY, MOONEY) a beaucoup étudié la réponse photosynthétique des plantes à la température, comparant des espèces vivant près de la côte Pacifique dans des endroits frais et humides, et des espèces des déserts de l'intérieur de la Californie (vallée de la mort notamment). La température n'est jamais élevée sur la côte, alors qu'elle varie beaucoup dans la vallée de la mort avec une moyenne mensuelle des maxima journaliers passant de 18°C en hiver à 46°C en été.

La figure 12 illustre les variations de la réponse à la température de deux plantes C_4 originaires l'une de la côte, l'autre du désert, en fonction de la température de croissance. *Atriplex sabulosa*, venant d'habitats frais, ne s'acclimate pas aux fortes températures : sa photosynthèse est diminuée à toutes les températures de mesure. Le même phénomène s'observe, mais à l'envers chez *Tidestromia oblongifolia*, plante de désert effectuant sa croissance pendant les mois les plus chauds de l'année : elle est incapable de s'acclimater à des températures fraîches et dépérit rapidement.

Les deux espèces précédentes vivent habituellement dans des conditions de température relativement constantes : climat frais pour l'une, chaud pour l'autre. Qu'en est-il des espèces soumises à de fortes variations thermiques ? On devrait observer une acclimatation leur permettant d'ajuster leur photosynthèse aux variations de la température. La figure 13 présente les réponses photosynthétiques à la température de *Larrea divaricata*, un buisson dont les feuilles persistantes sont actives tout au long de l'année. On voit que l'optimum de température se déplace en fonction de la température de croissance : la feuille ayant poussé à 45°C présente une plus forte photosynthèse aux fortes températures que la feuille ayant poussé à 20°C. Il y a donc bien dans ce cas acclimatation, contrairement aux cas précédents.

Inversement, la croissance à température modérée (20°C) entraîne une amélioration de la photosynthèse aux basses températures. Là encore il y a bien acclimatation. A basse température de croissance, la feuille contient en général davantage d'enzymes photosynthétiques : Rubisco, mais aussi FruP2 phosphatase chez le laurier rose (BJÖRKMAN et BADGER, 1977). Ceci peut améliorer la photosynthèse à basse température. A forte température de croissance, on constate une augmentation du taux de saturation des lipides des membranes chloroplastiques, qui augmente leur stabilité aux températures élevées (BERRY, 1980).

Lorsqu'on change la température de croissance, l'acclimatation de la nouvelle température se fait avec un délai d'une à deux semaines (OSMOND et al., 1980). On observe un délai comparable lorsqu'on change l'éclairement de croissance.

5. 3. Adaptation à la température

Certaines espèces se rencontrent à la fois dans les endroits frais du bord de mer et dans des déserts chauds. C'est le cas de l'espèce en C_4

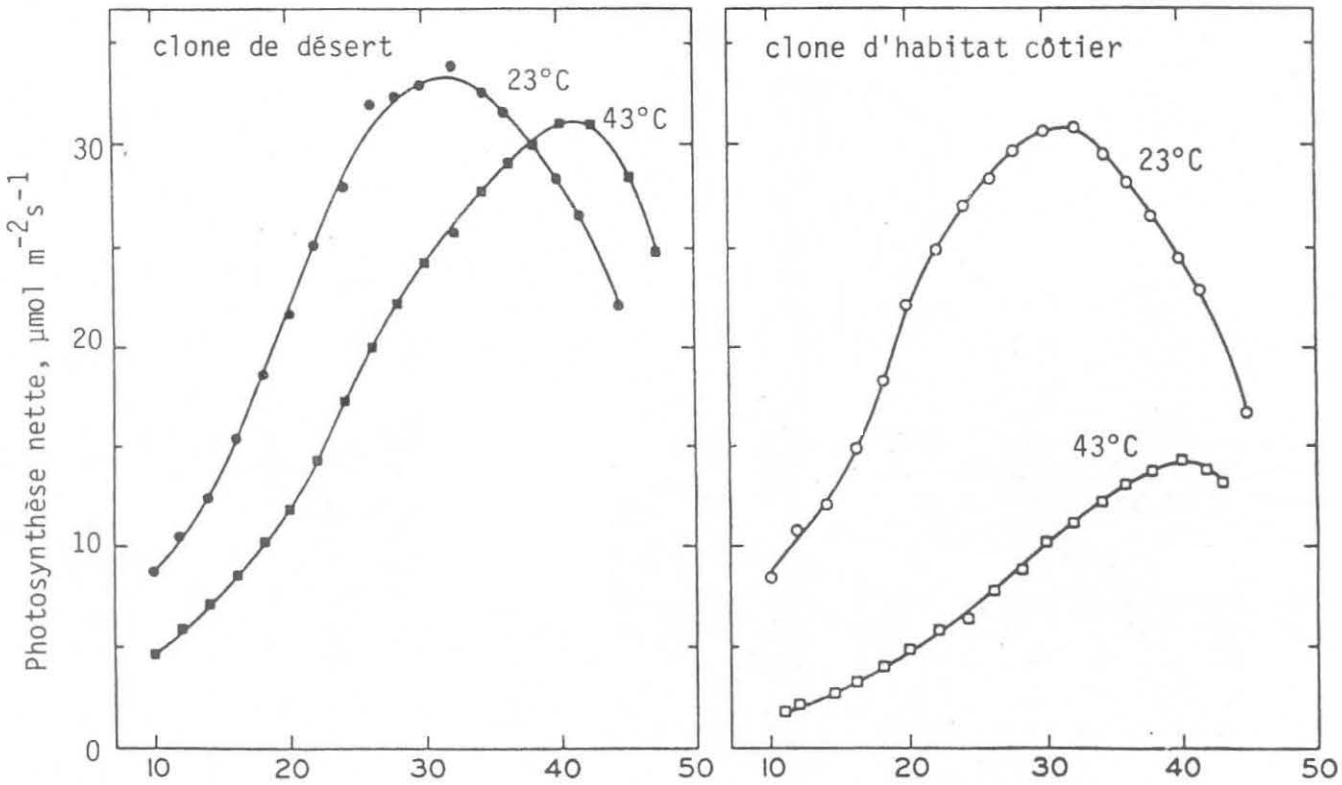

Fig. 14 - Réponses photosynthétiques à la température chez un clone d'habitat côtier frais et un clone dedésert chaud d'*Atriplex lentiformis*. Chaque clone a été cultivé à 23°C et 43°C. (d'après PEARCY, 1977)

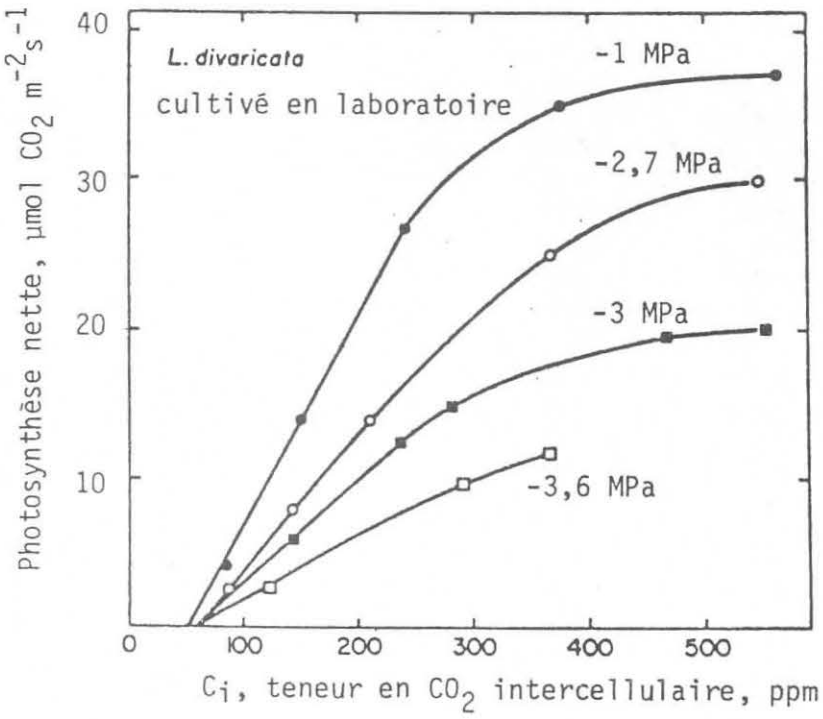

Fig. 15 - Photosynthèse nette de feuilles de *Larrea divaricata* cultivées au laboratoire, en fonction de la teneur en CO_2 intercellulaire, pour diverses valeurs du potentiel hydrique foliaire. (d'après MOONEY et al., 1977)

Atriplex lentiformis. Des clones provenant des deux habitats ont été cultivés à deux températures de jour : 23°C et 43°C. On voit sur la figure 14 que :

1 - Les réponses de deux clones sont nettement différentes à 43°C et sont très proches à 23°C : il s'agit d'écotypes.

2 - Seul le clone de désert présente une acclimatation aux températures de croissance élevées.

Comme *Larrea divaricata*, *Atriplex lentiformis* a des feuilles actives toute l'année dans le désert de la vallée de la mort. On comprend donc l'intérêt pour cette plante de posséder des possibilités d'acclimatation. Par contre, l'avantage adaptatif de l'écotype côtier sur celui du désert dans les milieux frais n'est pas évident avec les données de la figure 14. Peut-être est-ce à température de croissance plus basse que cet avantage s'exprime.

6. - REPONSE PHOTOSYNTHETIQUE AU DEFICIT HYDRIQUE.

6. 1. Caractéristiques générales

Lorsqu'une plante se dessèche, on observe une baisse de photosynthèse et de transpiration se produisant à partir d'un seuil de potentiel hydrique très variable selon les espèces. Pour les plantes cultivées en régions tempérées, ce seuil est généralement compris entre -1 et -2 MPa.

A titre d'exemple, la figure 15 représente la réponse photosynthétique à la teneur en CO_2 interne à la feuille C_i, pour des feuilles de *Larrea divaricata* développées en laboratoire et soumises à des potentiels hydriques variés. On voit que la baisse de potentiel entraîne une diminution aussi bien de la pente de la courbe (qui traduit l'efficience de la carboxylation) que de son plateau.

Il en va de même pour la réponse photosynthétique à l'éclairement : la pente à l'origine et le plateau sont en général tous deux affectés par le déficit hydrique. Ceci implique que les processus photochimiques sont touchés, et pas seulement l'incorporation du carbone, comme on l'a cru longtemps. On avait en effet interprété la baisse simultanée de transpiration et de photosynthèse pendant le dessèchement comme une indication sur le mécanisme d'action du déficit hydrique : la fermeture des stomates causée par la diminution de la turgescence des cellules de garde provoquerait une baisse de C_i, la concentration en CO_2 interne de la feuille, d'où une baisse de photosynthèse. Une analyse fine de la réponse photosynthétique à C_i pendant le dessèchement permet de séparer les effets non-stomatiques des effets stomatiques. La part non-stomatique est variable selon les espèces et les stades de dessèchement. Elle est souvent prépondérante et on pense que les processus photochimiques sont particulièrement affectés, surtout le transfert d'électrons entre les deux photosystèmes.

Cette réponse au déficit hydrique est très dépendante des conditions d'alimentation hydrique subies par la plante avant la mesure, comme nous allons le voir.

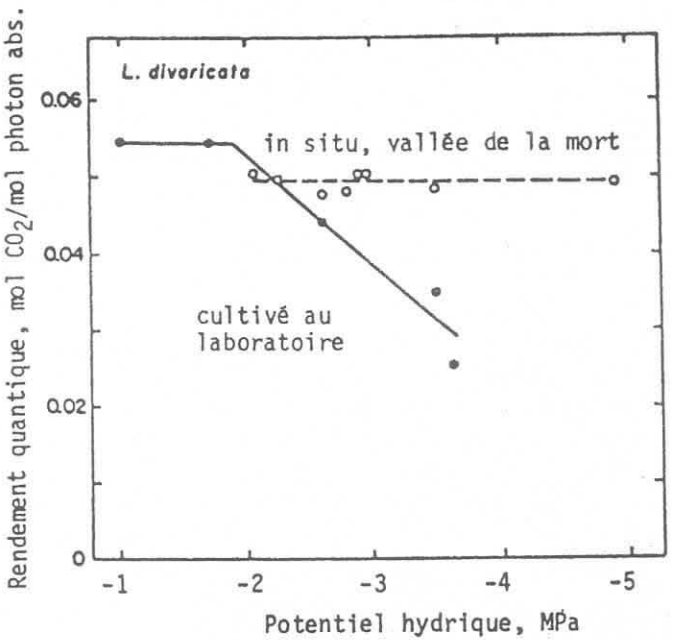

Fig. 16 - Rendement quantique de feuilles de *Larrea divaricata* en fonction du potentiel hydrique, pour des plantes ayant poussé au laboratoire ou *in situ* dans le désert de la vallée de la mort (d'après MOONEY et al., 1977).

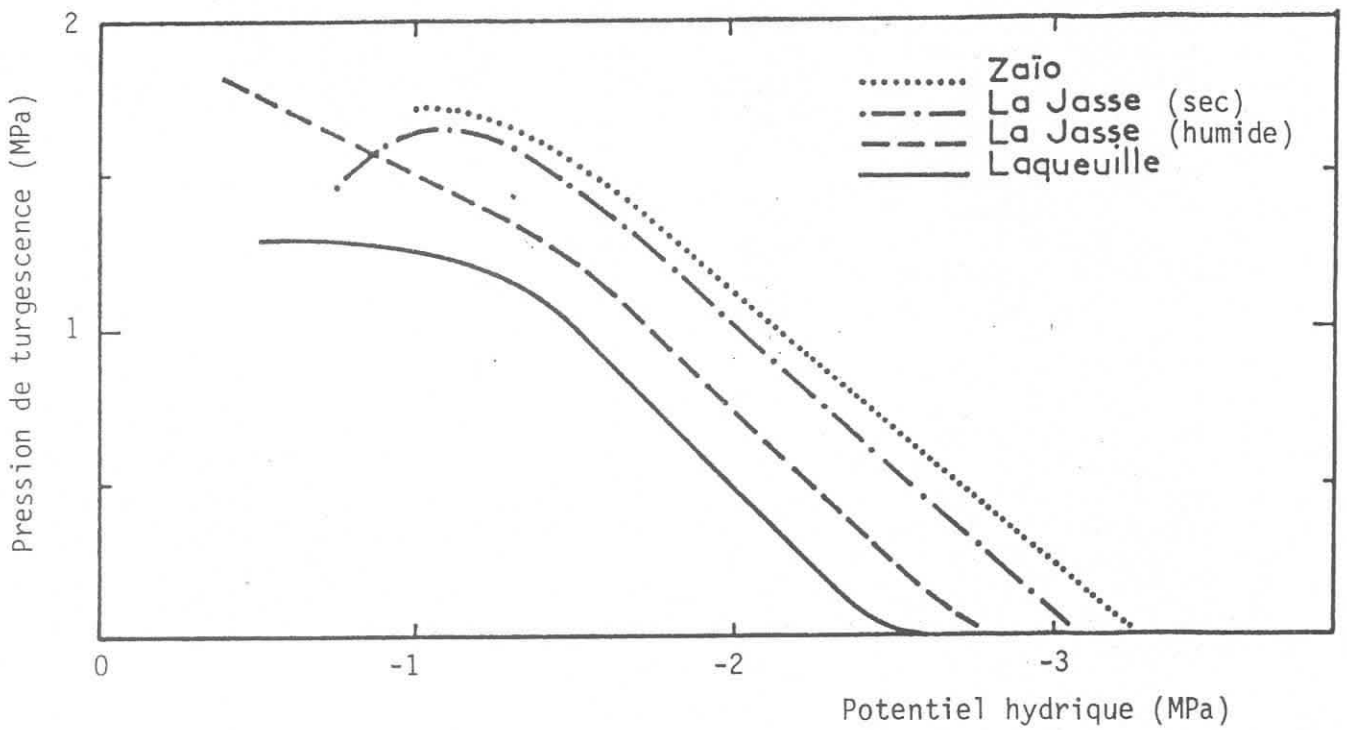

Fig. 17 - Relations entre la pression de turgescence et le potentiel hydrique de feuilles de divers génotypes de *Dactylis glomerata* (d'après ROY, 1980).

6. 2. Endurcissement au déficit hydrique

La figure 16 illustre l'effet des conditions de croissance sur la réponse photosynthétique au déficit hydrique. Les plantes cultivées au laboratoire souffrent d'une baisse de rendement quantique dès que le potentiel hydrique descend en-dessous de -2 MPa. Par contre les plantes ayant poussé dans le désert avec une forte demande évaporative sont devenues plus résistantes : on n'observe pas de baisse de rendement quantique jusqu'à -5 MPa, ce qui représente un déficit très prononcé.

Des résultats semblables ont été obtenus sur le coton : le potentiel critique pour la fermeture stomatique (qui accompagne la baisse de photosynthèse) passe de - 1.6 MPa chez les plantes cultivées au laboratoire à -2.7 MPa chez les plantes au champ (JORDAN et RITCHIE, 1971). Dans ce cas, et sans doute aussi dans le précédent, la turgescence des cellules de garde se maintient plus longtemps au cours du dessèchement.

6. 3. Adaptation photosynthétique au dessèchement

Il existe peu d'exemples dans la littérature de cas bien documentés de variabilité intra-spécifique dans la réponse photosynthétique au déficit hydrique. Nous en traiterons un seul. *Dactylis glomerata* est une graminée à large distribution géographique qu'on rencontre de la Scandinavie au Maroc sous des climats très variés. Le cytotype le plus répandu est tétraploïde, mais on rencontre quelques populations diploïdes. Parmi les tétraploïdes, on distingue le type *glomerata* à dormance hivernale dans les climats tempérés à hiver froid et le type *hispanica* à dormance estivale dans le climat méditerranéen à été sec. Des génotypes de quatre populations de dactyle provenant d'endroits différents ont été comparées (tableau II); une population est du type *glomerata* (Laqueuille), les autres du type *hispanica*. Laqueuille est une station d'altitude à hiver froid, la Jasse est dans un climat méditerranéen sub-humide, et Zaïo se trouve dans une enclave aride au nord du Maroc. Les deux populations de la Jasse sont distantes de 40 à 50 mètres seulement dans une même pelouse sur un sol en pente : l'une est en bas de pente sur sol profond; l'autre, en haut de pente, sur sol peu profond près d'affleurements rochers, subit des variations brutales d'alimentation hydrique. Les principales caractéristiques photosynthétiques de ces génotypes (rendement quantique, photosynthèse maximale, conductance stomatique) présentent des variations difficiles à interpréter en alimentation hydrique normale. Par contre, on observe une augmentation de la densité stomatique (face supérieure) avec l'aridité du milieu, ainsi qu'une augmentation du rapport de densités stomatiques entre la face supérieure et la face inférieure (Tabl. II).

D'autre part, les populations des milieux les plus secs conservent une photosynthèse positive pour des potentiels hydriques plus bas (ROY, 1980). Cet endurcissement à la sécheresse est en partie expliqué par les résultats présentés fig. 17 : les plantes des endroits les plus secs ont une pression de turgescence plus élevée à faible déficit hydrique, et la maintiennent plus longtemps lorsque le déficit augmente. La différence entre les deux génotypes de la Jasse est importante en dépit de la proximité des deux populations. La structure génétique de ces deux populations a été étudiée en déterminant par électrophorèse la fréquence des allozymes pour deux gènes codant respectivement pour des phosphatases acides et des glutamate-oxaloacétate transaminases (LUMARET et VALDEYRON, 1978). Dans chaque population on a choisi des génotypes représentatifs, d'où les différences observées.

Tableau II - Facteurs climatiques et caractéristiques photosynthétiques de génotypes de *Dactylis glomerata* appartenant à quatre populations dans différents habitats (d'après ROY, 1980).

Lieu Région	Laqueuille Massif Central	La Jasse 30 km nord de Montpellier		Zaïo nord du Maroc
Caractéristiques notables	Alt. 1050 m	sol profond	sol peu profond	zone aride
Précipitations annuelles (mm)	1271	1090		200
Température moyenne annuelle (°C)	8,2	12,3		18,0
Rendement quantique apparent (mol CO_2/ mol phot.)	0,044	0,047	0,039	0,043
Photos. maximale (μmol CO2 m^{-2} s^{-1})	20,7 ± 1,8	17,7 ± 0,9	14,1 ± 1,4	22,5 ± 2,0
Densité stomatique (mm^{-2}, face sup.)	100	115	224	217
Rapport de dens.stom. (face sup./face inf.)	1,2	1,1	1,66	3,8
Conductance stomatique (mol $m^{-2}s^{-1}$)	0,39 ± 0,09	0,54 ± 0,27	0,20 ± 0,05	0,56 ± 0,25

7. - CONCLUSION.

Nous avons vu comment les divers facteurs du milieu affectent la photosynthèse des plantes supérieures. La réponse à ces facteurs dépend des conditions subies pendant la croissance (acclimatation), ce qui rend difficile la recherche d'écotypes physiologiques au sein d'une espèce. On trouve ces écotypes chez les plantes à grande aire de répartition qui ont des populations vivant dans des milieux à climats différents.

D'autre part les capacités d'acclimatation sont les plus fortes chez les individus soumis dans leur milieu naturel à de fortes variations des facteurs climatiques ou édaphiques : les plantes vivant en pleine lumière s'acclimatent à des éclairements variés, celles habituées à l'ombrage ne supportent pas la pleine lumière. De même les plantes de désert s'acclimatent à une large gamme de température, mais les plantes des endroits frais ne supportent pas les fortes températures.

C'est donc a priori dans les habitats présentant de fortes variations des facteurs du milieu que doivent se trouver les populations les plus diversifiées sur le plan physiologique, et donc les plus intéressantes à étudier. L'étude de la variabilité physiologique intra-population est compliquée par la longueur des expérimentations : l'établissement de la réponse photosynthétique d'une seule feuille à un facteur du milieu prend presque une journée de travail, ce qui limite considérablement le nombre d'individus qu'on peut étudier.

On voit alors l'intérêt qu'il peut y avoir à décortiquer un processus compliqué comme la photosynthèse en ses diverses réactions, puis à déterminer sur quelles réactions porte la variabilité. Des critères plus simples et plus rapides peuvent alors être utilisés pour étudier la variabilité. Des progrès remarquables ont été faits dans ce sens par le groupe de Stanford pour les réponses à l'éclairement et aux fortes températures, en associant des études écophysiologiques de plantes dans leur milieu naturel et une analyse fine des réactions photosynthétiques modifiées par les facteurs du milieu. Une telle approche est probablement nécessaire pour pouvoir aborder l'aspect génétique de la variabilité écophysiologique. Elle est encore embryonnaire en France dans notre domaine.

BIBLIOGRAPHIE

BERRY (J.A.) et BJÖRKMAN (O.) - 1980 - Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol., 31, 491-543.

BJÖRKMAN (O.) et BADGER (M.) - 1977 - Thermal stability of photosynthetic enzymes in heat - and cool - adapted C_4 species. Carnegie Inst. Wash. Yearb., 76, 346-354.

BJÖRKMAN (O.) et HOLMGREN (P.) - 1963 - Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol. Plant, 16, 889-914.

BJÖRKMAN (O.) et POWLES (S.B.) - 1981 - Leaf movement in the shadespecies *Oxalis organa*. I. Response to light level and light quality. Carnegie Inst. Washington Year Book 80, 59-62.

DU CLOUX (H.) - 1984 - Réponse du blé à un enrichissement en CO_2 : croissance, échanges gazeux, effet d'une contrainte hydrique. Thèse de spécialité, Université Paris-Sud, Orsay, 135 p.

EHLERINGER (J.) - 1977 - The adaptative significance of leaf hairs in a desert shrub. Ph D thesis. Stanford University.

JORDAN (W.R.) et RITCHIE (J.T.) - 1971 - Influence of soil water stress on evaporation, root-absorption, and internal water status of cotton. Plant Physiol., 48, 783-788.

LORIMER (G.H.) - 1981 - The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-biphosphate : the primary events in photosynthesis and photorespiraiton. Annu. Rev. Plant Physiol., 32, 49-83.

LUDWIG (L.J.), CHARLES-EDWARDS (D.A.) et WITHers (A.C.) - 1975 - Tomato leaf photosynthesis and respiration in various light and CO2 environments. In "The environmental and biological control of photosynthesis" (R. MARCELLE ed.), p. 29-36, Junk, The Hague.

LUMARET (R.) et VALDEYRON (G.) - 1980 - Les glutamate-oxaloacétate transaminases du dactyle (*Dactylis glomerata* L.) : génétique formelle d'un locus. C.R. Acad. Sci. Ser. D, 287, 705-708.

McCREE (K.J.) - 1971 - The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. Agric. Meteorol., 9, 191-216.

MOONEY (H.A.), BJÖRKMAN (O.), COLLATZ (G.J.) - 1977 - Photosynthetic acclimation to temperature and water stress in the desert shrub, *Larrea divaricata*. Carnegie Inst. Wash. Yearb. 76, 328-335.

NEALES (T.F.) et NICHOLLS (A.O.) - 1978 - Growth responses of young wheat leaves to a range of ambient CO_2 levels. Aust. J. Plant Physiol., 5, 45-59.

OSMOND (C.B.), BJÖRKMAN (O.) et ANDERSON (D.J.) - 1980 - Physiological processes in Plant Ecology. Towards a synthesis with Atriplex. Ecological Studies n° 36, Springer-Verlag, 468 p.

PEARCY (R.W.) - 1977 - Acclimatation of photosynthetic and respiratory CO_2 exchange to growth temperatures in *Atriplex lentiformis* (Tor.) Wats. Plant Physiol., 59, 795-799.

PEARCY (R.W.) et EHLERINGER (J.) - 1984 - Comparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants. Plant, Cell and Environment, 7, 1-13.

PRIOUL (J.L.) et BOURDU (R.) - 1973 - Graphical display of photosynthetic adaptability to irradiance. Photosynthetica, 7, 405-407.

TURESSON (G.) - 1922 a - The species and the variety as ecological units. Hereditas, 3, 100-113.

TURESSON (G.) - 1922 b - The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3, 211-350.